Iranian Journal of Pulses Research
Vol. 15, No. 2, December 2024, pp. 179-195
Original Research

نشریه پژوهش‌های حبوبات ایران
جلد ۱۵، شمارهٔ ۲، نیمهٔ دوم ۱٤۰۳، ص. ۱۹۵-۱۷۹
نوع مقاله: پژوهشی

Homepage: https://ijpr.um.ac.ir

https://doi.org/10.22067/ijpr.2024.84854.1069

The Effect of Waterlogging at the Vegetative Stage on Shoot and Root Growth of Chickpea Cultivars (*Cicer arietinum* L.)

Leila Siahkamary[1], Mohammad Eghbal Ghobadi[2*], Mokhtar Ghobadi[2], Saeid Jalali Honarmand[2]

Received: 20-10-2023 Revised: 22-01-2024 Accepted: 22-07-2024 Available Online: 03-11-2024	**Cite this article:** Siahkamary, L., Ghobadi, M. E., Ghobadi, M., & Jalali Honarmand, S. (2024). The effect of waterlogging at the vegetative stage on shoot and root growth of chickpea cultivars (*Cicer arietinum* L.). *Iranian Journal of Pulses Research*, *15*(2), 179-195. (In Persian with English Abstract). https://doi.org/10.22067/ijpr.2024.84854.1069

Introduction
Chickpea (*Cicer arietinum* L.) is a plant from the legume family, which is usually cultivated under rainfed conditions. This crop is mostly cultivated in late winter or early spring. In these conditions, there is a high probability of heavy rains (short or long term) and there is a possibility of waterlogging in early spring and during the early growing stages of chickpea. In waterlogged conditions, due to the lack or absence of oxygen in the plant roots occur anaerobic conditions and greatly reduced the amount of energy production in the roots. In this case, the root does not have the necessary energy to transport materials from the cell membrane, and plants face ionic stress, reduced hydraulic conductivity, and reduced water absorption. Reduced and disrupted root growth leads to diminished shoot growth, impaired water and nutrient absorption, and ultimately lower grain yield. In general, the extent of damage caused by oxygen deficiency depends on the plant species, variety, growth stage, soil type, and environmental conditions. Therefore, the purpose of this experiment was to investigate the effects of waterlogging on chickpea cultivars (Desi and Kabuli), physiological characteristics, root growth and yield.

Materials and Methods
This experiment was carried out as factorial based on completely randomized design (CRD) in three replications in the research farm via pot of the Campus of Agriculture and Natural Resources, Razi University, Kermanshah, Iran in 2013-2014. Factors included chickpea cultivars ILC482 and Azad (from Kabuli type) and Kaka and Pirooz (from Desi type) and duration of waterlogging including no waterlogging (control), 4, 8 and 12 days at 30 days after planting (vegetative stage). Physiological traits (relative water content, membrane stability and pigments) as well as total root length, root dry weight, number of nodes, main root length and root volume in a destructive way in the pod setting stage, as well as in the ripening stage, root traits, remobilization, relative water content, membrane stability, pigments, seed protein, biological yield, seed yield, 100-seed weight and plant height were investigated. Planting was done in the first year on March 11, 2013 and in the second year on March 15, 2014. The size of plastic pots was 30 x 30 cm. 30 days after planting were applied treatments. Compound analysis of data was done with SAS software and means comparisons were performed using the least significant difference (LSD) at the 5% level.

Results and Discussion
The results of compound analysis showed that there were significant differences between the two years in seed yield and the number of seeds per plant. In the second year, the seed yield and the number of seeds per plant compared to the first year increased by 16.9% and 12.1%, respectively. In the second year, the ambient temperature was lower. At a lower temperature, the waterlogging damage is more severe to plants. The total dry matter yield of chickpea cultivars in waterlogged conditions was significantly different and Kaka, Pirooz, ILC482 and Azad cultivars were 4.42, 3.19, 2.99 and 2.54 $g.plant^{-1}$, respectively. The highest damage to seed yield in waterlogging in 12 days was related to Azad variety (71% compared to the control). In waterlogged conditions, the seed yield was in Kaka (1.51 $g.plant^{-1}$), Pirooz (1.16 $g.plant^{-1}$), ILC482 (0.95 $g.plant^{-1}$) and Azad (0.97 $g.plant^{-1}$). There was a significant difference between Kabuli type and Desi type, however, grain yield in Desi type was 28.3% higher than Kabuli type. In the pod setting stage, the Pirooz cultivar in the control treatment had the highest total root length with 7741 cm (in the first year) and 7432 cm (in

---

1 and 2- M.Sc. and Associate Professor, Department of Plant Production and Genetics, Faculty of Agricultural Science and Engineering, Razi University, Kermanshah, Iran, respectively.
* Corresponding Author: e.ghobadi@razi.ac.ir

the second year), but the lowest was in the second year at the Kaka cultivar and 12 days with 440 cm. In general, with the increase of the duration of flooding in chickpea cultivars, the total root length decreased significantly and between 4 days, 48.4 to 60.4 percent, 8 days to 8.8 to 70.8 percent, and 1.12 days from 81 to 89.4 percent. In all treatments, the control treatment (without waterlogging) had the highest chlorophyll a, and the amount of chlorophyll a decreased in other treatments. However, no reduction was observed in Pirooz in 4, 8 and 12-day treatment. Chlorophyll b had a different response to waterlogging levels and cultivar. Chlorophyll b was the highest in ILC482 in control treatment, while in Azad, Kaka and Pirooz treatments, chlorophyll b increased with increasing duration of waterlogging. Pigment carotenoids in ILC482 and Azad significantly decreased with increasing duration of waterlogging, but it was not significant in Kaka and Pirooz cultivars. Overall, carotenoids were less fluctuating in the desi type.

Conclusions

Waterlogging in the vegetative stage even for 4 days with a decreasing effect on total root length, number of nitrogen fixing nodes, plant height, total dry matter, chlorophyll and carotenoids content, membrane stability index, relative leaf water content, biological yield, seed protein, the number of seeds per plant and the weight of 100 seeds and finally caused a decrease in seed yield. Among the components of seed yield, the amount of damage was higher on the number of seeds per plant. In general, the seed yield of ILC482 and Azad (Kabuli type) was lower than that of Kaka and Pirooz (Desi type). In the second year, due to the lower air temperature compared to the first year, the damage to the total root length and total dry matter decreased. This experiment provides valuable results on the response mechanisms of chickpea to waterlogging stress and can help develop strategies to improve its performance in waterlogged environments, which are expected to waterlogging increase due to climate change. However, more research is needed to investigate the response of different chickpea species to short-term and long-term waterlogging conditions.

Keywords: Photosynthetic pigments, Leaf relative water content, Remobilization, Total root length

نشریه پژوهش‌های حبوبات ایران
جلد ۱۵، شمارهٔ ۲، نیمهٔ دوم ۱٤۰۳، ص. ۱۹۵-۱۷۹
نوع مقاله: پژوهشی

Iranian Journal of Pulses Research
Vol. 15, No. 2, December 2024, pp. 179-195
Original Research

Homepage: https://ijpr.um.ac.ir

https://doi.org/10.22067/ijpr.2024.84854.1069

اثر مانداب در مرحله رویشی بر اندام هوایی و رشد ریشه ارقام نخود (*Cicer arietinum* L.)

لیلا سیاه‌کمری[1]، محمداقبال قبادی[2*]، مختار قبادی[2]، سعید جلالی‌هنرمند[2]

تاریخ دریافت: ۱۴۰۲/۰۷/۲۸
تاریخ پذیرش: ۱۴۰۳/۰۵/۰۱

چکیده

رشد رویشی گیاه نخود (*Cicer arietinum* L.) در بهار همزمان با بارندگی‌های شدید (کوتاه‌مدت یا بلندمدت) است. در این شرایط ممکن است که مانداب رخ داده و ریشه‌های گیاه با کمبود اکسیژن مواجه شوند. درک رشد و واکنش‌های فیزیولوژیکی ارقام نخود به مدت‌های مانداب برای توسعه استراتژی‌هایی برای بهبود عملکرد محصول در محیط‌های پرآب بسیار مهم است. برای این منظور، آزمایشی به‌صورت فاکتوریل و در قالب طرح پایه کاملاً تصادفی به‌مدت دو سال روی ارقام نخود ILC482 و آزاد (تیپ کابلی)، کاکا و پیروز (تیپ دسی) و در مدت‌های شامل شاهد، ۴، ۸ و ۱۲ روز مانداب در ۳۰ روز پس از کاشت انجام گرفت. نتایج نشان داد که در سال دوم، وزن خشک کل و طول کل ریشه نسبت به سال اول افزایش معنی‌داری داشتند. عملکرد دانه ارقام ILC482 و آزاد کمتر از ارقام کاکا و پیروز بود. تمامی صفات با افزایش مدت مانداب به‌طور معنی‌داری کاهش یافتند. میزان تلفات در تنش ماندابی ۱۲ روزه در مقایسه با شاهد برای عملکرد بیولوژیک ۳۰ درصد، وزن ۱۰۰ دانه ۳۸ درصد، طول کل ریشه ۱۴/۲ درصد، وزن خشک ریشه ۳۸/۸ درصد، حجم ریشه ۲۰/۶ درصد و تعداد گره ۳۲/۸ درصد بودند. همچنین شاخص پایداری غشاء، کلروفیل a، b، کاروتنوئیدها، محتوای آب نسبی برگ، انتقال مجدد هیدرات کربن از ساقه به دانه و پروتئین دانه کاهش داشت. در کل، اگرچه ارقام تیپ دسی نسبت به نوع کابلی در برابر شرایط ماندابی مقاوم‌تر بودند، ولی حتی دوره مانداب چهار روزه خسارت معنی‌داری به رشد ریشه و شاخساره به ارقام نخود وارد کرد.

واژه‌های کلیدی: انتقال مجدد، رنگیزه‌های فتوسنتزی، طول کل ریشه، محتوای آب نسبی برگ

مقدمه

نخود (*Cicer arietinum* L.) گیاهی از خانواده حبوبات است که معمولاً به‌صورت دیم کشت می‌گردد. این محصول به‌دلیل هزینه بالای کنترل علف‌های هرز در کشت پاییزه، بیشتر در اواخر زمستان و یا اوایل بهار کشت می‌شود. در این شرایط، احتمال بارندگی‌های شدید (کوتاه‌مدت و یا بلندمدت) زیاد است و احتمال ماندابی در اوایل بهار و در طول مراحل رویشی اولیه نخود غیرمنتظره نخواهد بود (Rahman & Shozib, 2021; Singh, 2017).

در شرایط ماندا‌ب، به‌دلیل کمبود یا نبود اکسیژن در محیط ریشه گیاه، وضعیت بی‌هوازی رخ داده و میزان تولید ATP در ریشه به‌شدت کاهش می‌یابد (Shabala et al., 2014). در این حالت، ریشه انرژی لازم برای انتقال مواد از غشاء سلولی را ندارد و گیاهان با تنش یونی، کاهش هدایت هیدرولیکی و کاهش جذب آب مواجه می‌شوند. با کاهش و اختلال در رشد ریشه، رشد اندام هوایی، جذب آب و مواد غذایی و در نتیجه، عملکرد دانه کاهش می‌یابد (Zhou et al., 2020; Ashraf, 2012; Valliyodan et al., 2017).

از نظر فیزیولوژیکی، در شرایط ماندابی غلظت دی‌اکسید کربن بین سلول‌های مزوفیل، جذب کربن، محتوی کلروفیل و فتوسنتز خالص کاهش می‌یابد (Sharma et al., 2022). همچنین، باعث کاهش نیتروژن خاک از طریق رواناب، شستشو و نیترات‌زدایی نیز می‌شود (Kaur et al., 2020).

در آزمایشی روی نخود، ماندابی ۱۲ روزه در ۲۶ روز پس از کاشت باعث کاهش ۴۴ تا ۵۴ درصدی عملکرد دانه نسبت به شاهد شده و با کاهش ریشه‌های جانبی، الگوی ریشه‌زایی تغییر کرده است (Palta et al., 2010). گزارش‌های زیادی اثرات مخرب کوتاه‌مدت و بلندمدت ماندابی بر گیاهان زراعی وجود دارد. در بررسی ۲۸ ژنوتیپ شبدر زیرزمینی (*Trifolium subterraneum*) که در شرایط گلخانه، از روز ۲۱ تا ۲۸ سبز شدن به‌مدت یک هفته تیمار ماندابی اعمال و در ۴۹ روزگی برداشت انجام شده بود، نتایج نشان داده که تحمل به ماندابی

۱ و ۲- به‌ترتیب دانش آموخته کارشناسی ارشد و دانشیار، گروه تولید و ژنتیک گیاهی، دانشکده علوم و مهندسی کشاورزی، دانشگاه رازی، کرمانشاه، ایران.
(*- نویسنده مسئول: e.ghobadi@razi.ac.ir)

همبستگی مثبت و بالایی با سرعت رشد ریشه، طول دمبرگ و اندازه برگ داشته و کاهش طول دمبرگ به‌عنوان یک صفت مهم در بررسی اثر ماندابی معرفی شده است (Enkhbat et al., 2022). در آزمایشی دیگر، ۱۱۹ ژنوتیپ کنجد (*Sesamum indicum* L.) از نظر تحمل به ماندابی (۱۲، ۲۴، ۴۸ و ۷۲ ساعت و شاهد) بعد از پنج روز از شروع جوانه‌زنی و در درون پتری دیش بررسی شد و نتایج نشان داد که ۱۳/۴۸، ۳۱/۹۳ و ۴۵/۳۸ درصد ژنوتیپ‌ها به‌ترتیب در ۴۸، ۲۴ و ۱۲ ساعت ماندابی، زنده ماندند (Habibullah et al., 2021).

در تحقیقی، تحمل ۱۰ ژنوتیپ ذرت (*Zea mays*) به ماندابی مورد بررسی قرار گرفت. نتایج نشان داد که ژنوتیپ‌های متحمل، محتوای پرولین و فعالیت متابولیسم بی‌هوازی بالاتری داشتند (Chugh et al., 2022). همچنین در ذرت، اثر ماندآب در مراحل مختلف رشد و در چندین هیبرید نشان داد که خسارت به عملکرد دانه در شش روز ماندابی در مراحل اولیه رشد بین ۴ تا ۳۲ درصد بود (Ren et al., 2016). در پنبه (*Gossypium hirsutum* L.)، اثرات ماندآب (۱۰ روزه) نشان داد که آسیب به ریشه بیشتر از اندام هوایی بوده و خسارت در مرحله تشکیل غوزه بیشتر از سایر مراحل بود (Liu et al., 2015). در گندم (*Triticum aestivum* L.) نیز اثرات ماندآب در دوره‌های مختلف پس از طویل شدن ساقه نشان داد که بیشترین خسارت مربوط به تعداد دانه و وزن هزار دانه بوده است (Marti et al., 2015).

همچنین نتایج مطالعات نشان داد که بیشتر محصولات زراعی (به‌استثنای برنج) در غیاب اکسیژن نمی‌توانند در طولانی‌مدت زنده بمانند. گیاه برنج حتی در مراحل اولیه جوانه‌زنی با شرایط ماندآب و بی‌هوازی سازگار بوده و این سازگاری بیشتر به تولید سریع اتیلن مربوط می‌شود (Loreti et al., 2016). اتیلن باعث تشکیل آئرانشیم شده که مهم‌ترین سازوکار مقاومت در برابر ماندآب است. در گیاهان خانواده حبوبات سازوکار تشکیل آئرانشیم ضعیف عمل می‌کند (Sasidharan & Voesenek, 2015). بر این اساس، نخود یکی از حساس‌ترین گیاهان در مقایسه با سایر گونه‌های خانواده حبوبات به ماندآب معرفی شده است (Soliman et al., 2007). در بررسی ۹۶۴ ژنوتیپ سویا (*Glycine max* (L.) Merr.) برای تحمل بی‌هوازی در مرحله جوانه‌زنی در درون پتری دیش در مدت‌های سه، پنج، هفت و نه روز ماندابی، ملاحظه شده است که ۹۷ ژنوتیپ در مرحله جوانه‌زنی متحمل بوده‌اند (Rajendran et al., 2023)، که نشان‌دهنده تأثیر خصوصیات ژنوتیپ‌ها بر تحمل به ماندآب است.

در کل، میزان آسیب کمبود اکسیژن به نوع گیاه (Rane et al., 2021; Zahra et al., 2021)، رقم (Manno & Oyanagi, 2009)، مرحله رشد (Tiryakioglu et al., 2015)، نوع خاک و شرایط محیطی (Zhang et al., 2011) بستگی دارد. در این میان، اگرچه راه‌حل‌های ترکیبی زراعی (زهکش مناسب، مدیریت کودی، تاریخ کاشت و غیره) و ژنتیکی (انتخاب رقم مقاوم) برای کاهش خسارت ماندآب پیشنهاد شده است (Manik et al., 2019)، امّا اطلاعات کمی در مورد اثرات تنش ماندآب بر ارقام نخود در مراحل اولیه رشد وجود دارد. بنابراین، هدف از این آزمایش، بررسی اثرات ماندآب بر ارقام نخود (نوع دسی و کابلی) مورد استفاده در منطقه، خصوصیات فیزیولوژیکی، رشد ریشه و عملکرد و اجزاء عملکرد دانه بود.

مواد و روش‌ها

این آزمایش به‌صورت گلدانی در مزرعه پژوهشی پردیس کشاورزی و منابع طبیعی، دانشگاه رازی، کرمانشاه، طی سال‌های زراعی ۹۲-۱۳۹۱ و ۹۳-۱۳۹۲ انجام شد. مشخصات آب‌وهوای محل اجرای آزمایش در دو سال مورد بررسی در جدول ۱ آمده است.

آزمایش به‌صورت فاکتوریل در قالب طرح کاملاً تصادفی (CRD) در سه تکرار انجام شد. فاکتورها شامل ارقام نخود ILC482 و آزاد (تیپ کابلی) و کاکا و پیروز (تیپ دسی) و مدت ماندآب شامل بدون ماندآب (شاهد)، ۴، ۸ و ۱۲ روز در ۳۰ روز پس از کاشت (مرحله رویشی) بودند.

از ۴۸ گلدان برای بررسی صفات فیزیولوژیکی (محتوای آب نسبی برگ، پایداری غشاء و رنگدانه‌ها) و همچنین کل طول ریشه، وزن خشک ریشه، تعداد گره‌های تثبیت‌کننده نیتروژن، طول ریشه اصلی و حجم ریشه به‌صورت تخریبی در مرحله غلاف‌دهی استفاده شد. همچنین در مرحله رسیدن نیز از ۴۸ گلدان دیگر برای بررسی صفات ریشه، انتقال مجدد، محتوای آب نسبی برگ، پایداری غشاء، رنگدانه‌ها، پروتئین دانه، عملکرد بیولوژیکی، عملکرد دانه، وزن ۱۰۰ دانه و ارتفاع بوته استفاده گردید. کاشت در سال اول در ۲۱ اسفند ۱۳۹۱ و در سال دوم در ۲۴ اسفند ۱۳۹۲ انجام شد. اندازه گلدان‌های پلاستیکی ۳۰×۳۰ سانتی‌متر بودند. خاک گلدان‌ها از عمق ۰ تا ۳۰ سانتی‌متری سطح مزرعه استفاده شدند. مشخصات فیزیکی و شیمیایی خاک گلدان در جدول ۲ آمده است.

جدول ۱- دما و بارندگی در طول فصل رشد نخود در سال‌های ۹۲-۱۳۹۱ و ۹۳-۱۳۹۲

Table 1- Temperature and rainfall during 2012-2013 and 2013-2014

سال Year	پارامترها Parameters	اسفند Mar.	فروردین May	اردیبهشت Apr.	خرداد Jun	تیر July
۱۳۹۲-۱۳۹۱ 2013	بارندگی (میلی‌متر) Rainfall (mm)	47.3	31.0	11.8	7.8	0.0
	دمای حداکثر (درجه سانتی‌گراد) Maximum temperature (°C)	19.3	27.2	33.0	38.9	39.3
	دمای حداقل (درجه سانتی‌گراد) Minimum temperature (°C)	2.0	3.8	9.2	13.0	17.6
	دمای متوسط (درجه سانتی‌گراد) Average temperature (°C)	9.25	15.5	21.1	25.95	28.45
۱۳۹۳-۱۳۹۲ 2014	بارندگی (میلی‌متر) Rainfall (mm)	21.6	49.9	6.9	3.5	0.0
	دمای حداکثر (درجه سانتی‌گراد) Maximum temperature (°C)	14.8	19.7	28.4	35.2	38.6
	دمای حداقل (درجه سانتی‌گراد) Minimum temperature (°C)	-0.4	4.6	9.0	15.1	19.2
	دمای متوسط (درجه سانتی‌گراد) Average temperature (°C)	7.2	12.15	18.7	25.15	28.9

جدول ۲- برخی از خصوصیات فیزیکی و شیمیایی خاک در گلدان

Table 2- Some physical and chemical characteristics of soil in pots

بافت Texture	رس (درصد) Clay (%)	سیلت (درصد) Silt (%)	شن (درصد) Sand (%)	پتاسیم (میلی‌گرم بر کیلوگرم) Potassium ($mg.kg^{-1}$)	فسفر (میلی‌گرم بر کیلوگرم) Phosphorus ($mg.kg^{-1}$)	نیتروژن (درصد) Nitrogen (%)	اسیدیته pH
Loam	22	35	43	173	5.3	0.09	7.6

مقدار ۵۰ کیلوگرم در هکتار نیتروژن به‌عنوان استارتر استفاده شد. تراکم بوته در هر گلدان پس از مرحله استقرار برای رسیدن به تراکم مطلوب (۴۰ بوته در مترمربع) به چهار بوته در هر گلدان تنک شدند. سی روز پس از کاشت و پس از استقرار، حوضچه‌ای پلاستیکی با ابعاد مورد نیاز ایجاد و گلدان‌ها مانداب شدند. ارتفاع آب داخل حوضچه تقریباً به اندازه خاک داخل گلدان بود و روزانه آب آن، بررسی می‌گردید. گلدان‌ها به‌مدت ۴، ۸ و ۱۲ روز در حوضچه نگهداری و پس از اعمال تیمارها خارج شدند. گلدان‌ها در تمام مراحل رشد هفته‌ای یک بار آبیاری شدند.

در دو مرحله غلافدهی و رسیدگی فیزیولوژیکی، طول ریشه اصلی پس از استخراج ریشه از گلدان‌ها به‌صورت تخریبی با استفاده از خط‌کش اندازه‌گیری شد. حجم ریشه نیز توسط استوانه مدرج اندازه‌گیری شد. طول کل ریشه با استفاده از روش تخمینی خطوط شطرنجی برآورد شد (Tennant, 1975). ریشه‌ها در دمای ۷۲ درجه سانتی‌گراد به‌مدت ۴۸ ساعت در آون خشک و وزن شدند.

به‌منظور بررسی میزان آب نسبی برگ‌ها، در مرحله غلافدهی، از معادله ۱ استفاده شد (Arndt et al., 2015; Barrs & Weatherley, 1962).

معادله (۱)

محتوای آب نسبی برگ (٪)=$[(W-DW)/(TW-DW)]\times100$

که در آن، W: وزن تازه نمونه، DW: وزن خشک نمونه و TW: وزن اشباع نمونه است.

شاخص پایداری غشاء با اندازه‌گیری نشت الکترولیت‌های برگ در مرحله غلافدهی با استفاده از معادله ۲ ارزیابی شد (Sairam et al., 2002).

معادله (۲) شاخص پایداری غشاء (٪)= $[1- (C_1-C_2)]\times 100$

که در آن، C_1: هدایت الکتریکی ثانویه و C_2: هدایت الکتریکی اولیه به دسی زیمنس بر متر ($ds.m^{-1}$) است.

برای اندازه‌گیری رنگدانه‌های فتوسنتزی در مرحله غلافدهی نمونه‌برداری صورت گرفت، پس از استخراج رنگیزه‌ها در طول موج‌های ۶۶۳، ۶۴۵ و ۴۷۰ نانومتر با دستگاه الایزا (Model Bio Tek Power Wave XS2.0)،

کلروفیل a، b و کاروتنوئیدها با معادله ۳، ۴ و ۵ قرائت شدند (Richardson et al., 2002).

معادله (۳)

$$Chlorophyll_a\ (\mu g.ml^{-1}) = (19.3\ A_{663} – 0.86A_{645})V/100W$$

معادله (۴)

$$Chlorophyll_b\ (\mu g.ml^{-1}) = (19.3\ A_{645} – 3.6\ A_{663})V/100W$$

معادله (۵)

$$Carotenoids\ (\mu g.ml^{-1}) = 100\ (A_{470}) – 3.27\ (mg\ Chl.\ a) – 104\ (mg\ Chl.\ b) / 227$$

که در آن‌ها، V: حجم محلول (محلول بالایی که با سانتریفیوژ به‌دست می‌آید)، A: جذب نور در ۶۶۳، ۶۴۵ و ۴۷۰ نانومتر، و W: وزن تازه (گرم) است.

برای اندازه‌گیری سهم انتقال مجدد هیدرات‌های کربن از ساقه به دانه، گیاهان در دو مرحله شروع پرشدن دانه و رسیدن از سطح خاک برداشت و در آون با دمای ۷۲ درجه سانتی‌گراد به‌مدت ۴۸ ساعت خشک شد و وزن خشک ساقه به‌دست آمد. توزیع و کارایی ساقه برای پر شدن دانه از طریق معادله‌های ۶ و ۷ محاسبه شد (Papakosta & Gagianas, 1991).

معادله (۶)

میزان انتقال مجدد (g) = وزن ساقه در زمان گل‌دهی (g) – وزن ساقه در زمان رسیدن (g)

معادله (۷)

کارایی انتقال مجدد (٪) = (میزان انتقال مجدد / وزن دانه در گیاه) × ۱۰۰

برای به‌دست آوردن محتوای پروتئین دانه از روش کجلدال (AOAC, 1990) توسط دستگاه کجلدال (مدل Hanon, K9840) استفاده شد. سپس براساس میزان اسید مصرفی، میزان نیتروژن و پروتئین کل محاسبه شد.

معادله (۸) $N\ (\%) = 2.5 \times 0.0041 \times V_{H2SO4} / 0.5 \times 100$

معادله (۹) $CP\ (\%) = N\ (\%) \times 6.25$

که در آن‌ها: N: نیتروژن کل و CP: پروتئین خام است.

برای بررسی عملکرد و اجزاء عملکرد دانه، پس از بلوغ فیزیولوژیکی و زرد شدن کامل، بوته‌ها از خاک خارج و به‌مدت ۴۸ ساعت در دمای ۷۲ درجه سانتی‌گراد خشک شدند. وزن دانه در بوته پس از شمارش تعداد غلاف و تعداد دانه در بوته به‌دست آمد. شاخص برداشت با تقسیم عملکرد دانه هر بوته بر عملکرد بیولوژیکی ضربدر ۱۰۰ محاسبه شد.

تحلیل آماری تمام داده‌ها با استفاده از نرم‌افزار SAS، مقایسات میانگین‌ها با استفاده از آزمون حداقل اختلاف معنی‌دار (LSD) در سطح پنج درصد و شکل‌ها توسط نرم‌افزار Sigmaplot ترسیم شدند.

نتایج و بحث

نتایج تجزیه واریانس مرکب نشان داد که عملکرد دانه و تعداد دانه در بوته بین دو سال تفاوت معنی‌داری داشتند. در سال دوم، عملکرد دانه و تعداد دانه در بوته نسبت به سال اول به‌ترتیب ۱۶/۹ درصد و ۱۲/۱ درصد افزایش یافت. در این آزمایش، افزایش تعداد دانه در بوته باعث افزایش عملکرد دانه شد (جدول ۳). در سال دوم، دمای محیط پایین‌تر بود. احتمالاً علت افزایش عملکرد دانه در این سال به‌دلیل اثر کمتر مانداب و افزایش تعداد دانه در بوته بوده است. در دمای بالاتر میزان خسارت مانداب بر گیاهان شدیدتر است (Adegoye et al., 2023).

عملکرد ماده خشک کل ارقام نخود در شرایط مانداب تفاوت معنی‌داری داشت و این مقدار در تیپ کابلی و دسی به‌ترتیب ۲/۷۷ و ۳/۸۰ گرم در بوته بودند. عملکرد بیولوژیکی رقم کاکا، پیروز، ILC482 و آزاد به‌ترتیب ۴/۴۲، ۳/۱۹، ۲/۹۹ و ۲/۵۴ گرم در بوته بودند (شکل ۱).

جدول ۳- مقایسه عملکرد دانه و تعداد دانه در بوته در ارقام نخود تحت تأثیر مدت‌های ماندابی در دو سال

Table 3- Comparison of grain yield and grain number per plant of chickpea cultivars under waterlogged in two-years

سال Year	عملکرد دانه (گرم در بوته) Grain yield ($g.plant^{-1}$)	تعداد دانه در بوته Seed number per plant
اول First	$1.06^{b*} \pm 0.21$	$6.63^{b} \pm 1.23$
دوم Second	$1.24^{a} \pm 0.17$	$7.43^{a} \pm 1.17$

* میانگین‌های با حروف مشابه در هر ستون براساس آزمون حداقل اختلاف معنی‌دار (lsd) تفاوت معنی‌داری در سطح احتمال پنج درصد ندارند.

±: خطای استاندرد

* means in each column followed by the same letters are not significantly different at 5% probability level using lsd test.

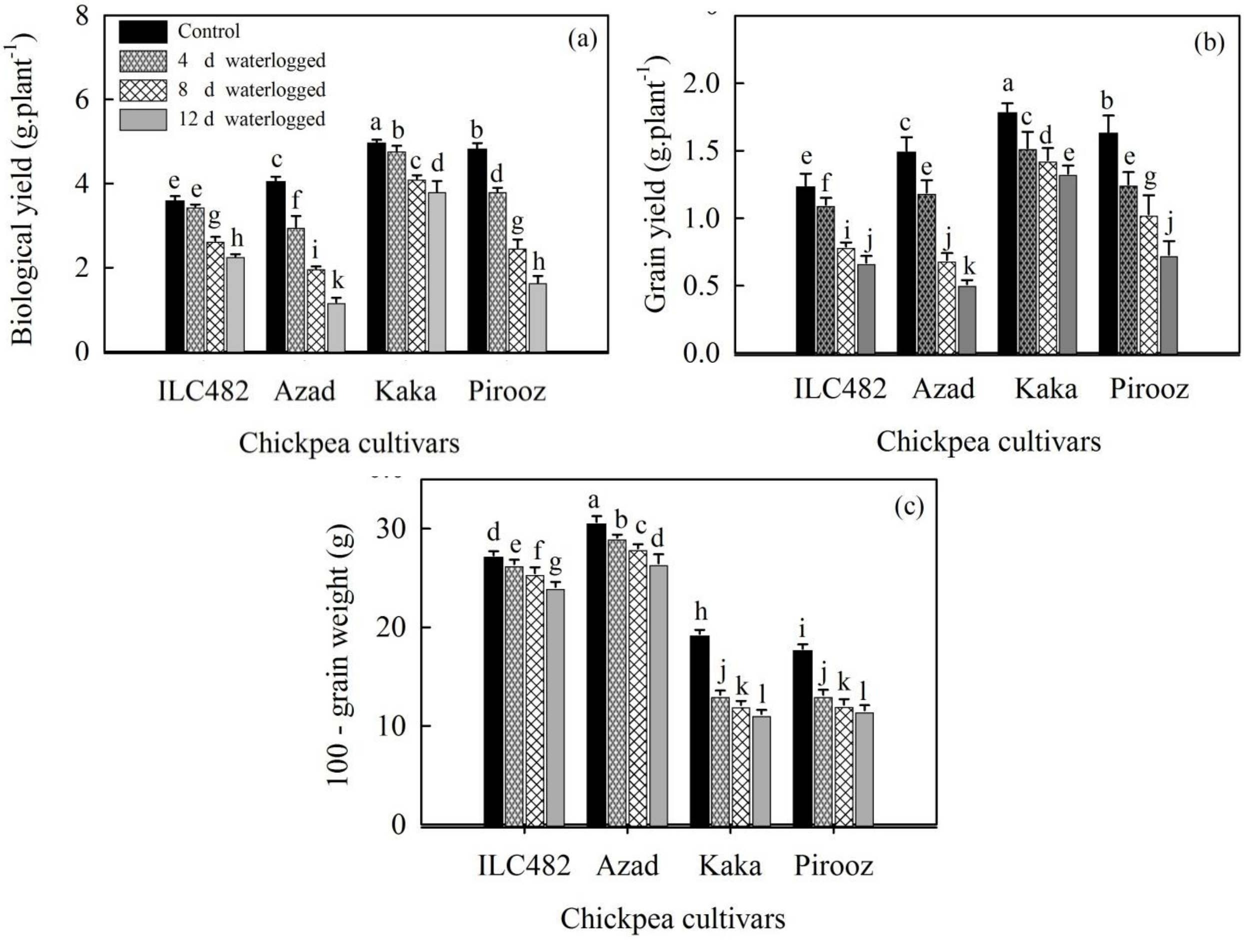
±: Standard error

بیشترین خسارت به عملکرد دانه در ماندابی در ۱۲ روز، مربوط به رقم آزاد (۷۱ درصد نسبت به شاهد) برای تیپ کابلی بود. در شرایط ماندابی، بیشترین عملکرد دانه در کاکا (۱/۵۱ گرم در بوته) و پیروز (۱/۱۶ گرم در بوته) از نوع دسی و ILC482(۰/۹۵گرم در بوته) و آزاد (۰/۹۷ گرم در بوته) کمترین میزان بودند. بین تیپ کابلی و دسی تفاوت معنی‌داری وجود داشت، با این حال عملکرد دانه در تیپ دسی ۲۸/۳ درصد بیشتر از تیپ کابلی بود (شکل ۱b).

از نظر تعداد دانه در بوته، نه تنها بین کاکا و پیروز (از تیپ دسی)، بلکه بین ILC482 و آزاد (از تیپ کابلی) نیز تفاوت معنی‌داری وجود داشت (شکل ۱c). تعداد دانه در بوته در تیپ‌های دسی (کاکا و پیروز) نسبت به تیپ کابلی (ILC482 و آزاد) ۴۹ درصد کاهش داشت. با مقایسه شکل‌های ۱ a، b و c مشاهده می‌شود که تعداد دانه در بوته با وزن دانه در بوته و عملکرد دانه هماهنگ هستند. واکنش ارقام به مدت‌های ماندابی نشان داد که با افزایش مدت، عملکرد بیولوژیکی و دانه تمامی ارقام کاهش یافت. این کاهش در رقم آزاد نسبت به شاهد بسیار بیشتر بود و به‌ترتیب در ۱۲ روز ماندابی ۲۹ و ۳۴ درصد بودند (شکل ۱a و ۱b).

اثرات مدت ماندابی در وزن ۱۰۰ دانه ارقام نشان داد که وزن ۱۰۰ دانه در ارقام کاکا و پیروز در ۴، ۸ و ۱۲ روز تفاوت معنی‌داری نداشت، امّا نسبت به شاهد کمتر بود. در رقم آزاد، وزن ۱۰۰ دانه با افزایش مدت ماندابی کاهش یافت، امّا برعکس، تفاوت زیادی بین سطوح ماندابی در ILC482 وجود نداشت (شکل ۱c).

در مرحله غلاف‌دهی، اثرات متقابل ارقام نخود و مدت ماندابی در دو سال آزمایش بر ارتفاع بوته، طول کل ریشه، ماده خشک کل و نسبت اندام هوایی به ریشه معنی‌دار بود. بیشترین ارتفاع بوته در سال اول در کاکا و شاهد (۳۰/۷ سانتی‌متر) و کمترین آن در سال اول و در رقم ILC482 و ۱۲ روز ماندابی (۲۴/۵ سانتی‌متر) به‌دست آمد (جدول ۴).



شکل ۱- مقایسه عملکرد بیولوژیکی (a)، عملکرد دانه (b) و وزن ۱۰۰ دانه (c) در مدت‌های مختلف ماندابی در ارقام نخود

Fig. 1- Comparison of biological yield (a), grain yield (b) and 100-grain weight (c) under duration of waterlogging of chickpea cultivars

رقم پیروز در شاهد بیشترین طول کل ریشه را به‌میزان ۷۷۴۱ سانتی‌متر (در سال اول) و ۷۴۳۲ سانتی‌متر (در سال دوم) داشت، امّا کمترین آن در سال دوم مربوط به رقم کاکا و در ۱۲ روز با ۴۴۰ سانتی‌متر بود. به‌طور کلی، با افزایش مدت ماندابی در ارقام نخود، طول کل ریشه به‌طور معنی‌داری کاهش یافت و بین ۴ روز، ۴۸/۴ تا ۶۰/۴ درصد، ۸ روز ۸/۸ تا ۷۰/۸ درصد و ۱۲ روز ۸۱/۱ تا ۸۹/۴ درصد کاهش داشت (جدول ۴).

بیشترین ماده خشک کل در سال اول و دوم در تیمار بدون ماندابی و در رقم ILC482 و کمترین مقدار هم در رقم ILC482 در دو سال نسبت به شاهد به‌دست آمد و میزان خسارت در ماندابی ۱۲ روزه نسبت به شاهد حدود ۶۰ درصد بود. در کل، تلفات تنش ماندابی طولانی‌مدت در ILC482 بیشتر از سایر ارقام بود (جدول ۴). حداکثر نسبت ریشه به اندام هوایی در تمامی ارقام در مدت ماندابی ۱۲ روزه، در دو سال بود. تغییرات نسبت اندام هوایی به ریشه در کاکا در دو سال کمترین و در رقم پیروز در دو سال در مدت ۱۲ روز ماندابی بیشترین مقدار بود (جدول ۴).

ارتفاع بوته در مرحله رسیدن، در دو سال در ارقام کاکا و شاهد (۳۳ سانتی‌متر) در بیشترین مقدار بود (جدول ۵). در دو سال با افزایش طول مدت ماندابی در تمامی ارقام، ارتفاع بوته کاهش معنی‌داری داشت. بین مدت‌های ماندابی از یک سانتی‌متر در ILC482 در سال اول و هشت سانتی‌متر در رقم کاکا در سال دوم اختلاف وجود داشت. به‌طور کلی، کمترین اختلاف ارتفاع بوته در رقم ILC482 و بیشترین در رقم کاکا ثبت شد (جدول ۵).

عملکرد دانه و زیست‌توده در تیپ دسی (کاکا و پیروز) بیشتر از تیپ کابلی (ILC482 و آزاد) بود. تیپ دسی تعداد دانه‌های بیشتر، امّا وزن ۱۰۰ دانه کمتری داشتند (شکل a۱، b۱ و c۱). در شرایط تنش یا بدون تنش، با افزایش تعداد دانه در بوته، وزن ۱۰۰ دانه در اکثر محصولات زراعی به‌دلیل رقابت درون بوته کاهش یافته است (Ghobadi et al., 2017).

در این آزمایش، بیشترین کاهش میانگین عملکرد ماده خشک کل بوته در دو سال در شرایط ماندابی ۱۲ روزه برای رقم‌های ILC482 ۳۸ درصد، رقم آزاد ۵۲ درصد، کاکا ۳۳ درصد و رقم پیروز ۶۵ درصد بود. در گیاه لپه هندی (Pigeon pea)، تفاوت معنی‌داری بین رقم‌ها از نظر تحمل به ماندابی مشاهده شده است (Krishnamurthy et al., 2012). در بررسی ژنوتیپ‌های متحمل به ماندابی سویا در زمان پنج برگی تحت شرایط ۱۵ روز ماندابی، کاهش عملکرد دانه ۴۰/۶ تا ۶۱/۷ درصد و عملکرد ماده خشک کل ۱۷ تا ۴۴ درصد نسبت به شاهد بود (Hasani et al., 2019) که نشان می‌دهد میزان آسیب به عملکرد ماده خشک کل و دانه قابل توجه می‌باشد.

در آزمایش حاضر، با افزایش مدت ماندابی، ارتفاع بوته در مراحل غلاف‌دهی و رسیدن کاهش یافت. میزان کاهش در رقم‌های مختلف در دو سال متفاوت بود. پس از مرحله غلاف‌دهی، ارتفاع بوته در تیمارهای بدون ماندابی افزایش معنی‌داری نداشت، امّا بر تیمارهای تحت ماندابی در سال اول تأثیر کاهشی داشت که به نظر می‌رسد به‌دلیل افزایش دمای محیط و به تبع آن دمای آب باشد.

معمولاً در مرحله غلاف‌دهی، رشد به حداکثر رسیده و بعد از آن دوره پر شدن دانه و مراحل رسیدن است، امّا در شرایط ماندابی در مرحله رویشی، چون مراحل اولیه رشد گیاه با تأخیر مواجه می‌شود، بین تیمارها تفاوت معنی‌داری از نظر صفات رشدونموی به‌وجود می‌آید. مثلاً در بررسی اثر ۱۰ روزه ماندابی در مرحله رشد گیاهچه بر ۳۰ ژنوتیپ لوبیا چشم بلبلی (*Vigna unguiculata* L.) مشاهده شده است که در اثر ماندابی، ارتفاع بوته و سایر صفات فیزیولوژیکی کاهش داشته است (Olorunwa et al., 2022) که با نتایج این آزمایش مطابقت دارد.

در بررسی خسارت ماندابی در مرحله جوانه‌زنی (صفر، یک، دو، سه، چهار، پنج، شش، هفت و هشت روز) و گیاهچه (۰، ۲، ۴، ۸ و ۱۶ روز) بر ارقام ماش سیاه (*Vigna radiata* L.) و ماش سبز (*Vigna mungo* L.) در شرایط گلخانه، نتایج نشان داد که میزان خسارت در مرحله جوانه‌زنی بیشتر از مرحله رشد گیاهچه بود. در ماش سبز در مدت‌های ۱۶-۸ روز بین ۶۵-۶۰ درصد وزن خشک اندام هوایی و ریشه و در ماش سیاه ۴۰ درصد نسبت به شاهد کاهش داشته است (Kyu et al., 2021)، که اهمیت خسارت مدت ماندابی را در مراحل مختلف رشد گیاهان نشان می‌دهد. در کل، تنش ماندابی باعث کاهش سرعت رشد ریشه و تولید ریشه‌های جانبی می‌شود که به اجتناب و تحمل به ماندابی کمک می‌کنند (Daniel & Hartman, 2023).

طول کل ریشه رقم پیروز ۷۵۰۰ سانتی‌متر در سال اول و ۸۱۰۰ سانتی‌متر در سال دوم به بیشترین میزان بود. طول ریشه با افزایش مدت زمان ماندابی در همه ارقام کاهش یافت و در ۱۲ روز ماندابی، کمترین مقدار داشت. بیشترین کاهش رشد ریشه در رقم پیروز و کمترین آن در ILC482 بود.

جدول ۴- مقایسه میانگین ارتفاع بوته، طول کل ریشه، وزن خشک کل و نسبت اندام هوایی به ریشه در ارقام نخود در مدت‌های مانداب در مرحله غلاف‌دهی

Table 4- Means comparison of plant height, total root length, total dry matter and shoot.root^{-1} ratio of chickpea cultivars under different duration of waterlogging at pod setting stage

سال Year	رقم نخود Chickpea cultivar	مدت ماندابی (روز) Waterlogging duration (Day)	غلاف‌دهی Pod setting ارتفاع بوته (سانتی‌متر) Plant height (cm)	طول کل ریشه (سانتی‌متر) Total root length (cm)	وزن خشک کل (گرم در بوته) Total dry matter (g.plant^{-1})	نسبت اندام هوایی به ریشه Shoot.root^{-1} ratio
۱۳۹۲-۱۳۹۱ 2013	ای ال سی ۴۸۲ ILC482	Control	28.6^{b*} ±0.72	5925^{b} ±195	3.00^{c} ±0.06	2.12^{g} ±0.03
		4	25.6^{c} ±1.12	2838^{d} ±97	2.82^{c} ±0.07	2.30^{f} ±0.01
		8	23.3^{d} ±0.56	2253^{d} ±35	2.05^{f} ±0.01	1.79^{h} ±0.01
		12	23.3^{d} ±0.75	1094^{e} ±58	1.81^{g} ±0.06	2.01^{g} ±0.02
	آزاد Azad	Control	26.5^{c} ±0.75	3933^{c} ±19	2.95^{c} ±0.09	2.86^{d} ±0.06
		4	26.6^{c} ±0.45	2805^{d} ±43	2.36^{e} ±0.02	2.61^{d} ±0.07
		8	24.6^{d} ±0.17	1579^{e} ±20	1.62^{g} ±0.01	2.16^{e} ±0.03
		12	23.5^{d} ±0.62	756^{f} ±3.5	1.00^{h} ±0.10	1.47^{h} ±0.07
	کاکا Kaka	Control	30.7^{a} ±0.70	6352^{b} ±92	3.45^{a} ±0.10	2.97^{d} ±0.01
		4	28.3^{b} ±0.45	1357^{e} ±20	2.67^{d} ±0.05	3.46^{c} ±0.08
		8	28.5^{b} ±0.25	870^{f} ±31	2.16^{f} ±0.04	2.64^{d} ±0.05
		12	26.3^{c} ±0.32	480^{f} ±2.8	2.14^{f} ±0.02	3.47^{c} ±0.04
	پیروز Pirooz	Control	25.1^{c} ±0.18	7741^{a} ±91	3.17^{b} ±0.04	2.75^{d} ±0.03
		4	25.2^{c} ±0.85	1707^{e} ±66	2.71^{d} ±0.02	2.56^{e} ±0.02
		8	24.6^{d} ±0.32	1418^{e} ±23	2.06^{f} ±0.05	2.95^{d} ±0.09
		12	24.5^{d} ±0.09	854^{f} ±23	1.05^{h} ±0.03	2.04^{g} ±0.01
۱۳۹۳-۱۳۹۲ 2014	ای ال سی ۴۸۲ ILC482	Control	27.1^{c} ±0.25	6071^{b} ±98	3.14^{b} ±0.02	2.20^{f} ±0.03
		4	27.5^{c} ±0.40	3059^{c} ±44	2.90^{c} ±0.02	2.33^{f} ±0.06
		8	25.9^{c} ±0.75	2219^{d} ±13	2.23^{e} ±0.02	2.00^{g} ±0.03
		12	24.5^{d} ±0.25	1146^{e} ±35	1.94^{f} ±0.02	2.70^{d} ±0.01
	آزاد Azad	Control	26.6^{c} ±0.14	3867^{c} ±13	3.00^{c} ±0.02	2.91^{d} ±0.07
		4	25.3^{c} ±0.25	2691^{d} ±52	2.26^{e} ±0.01	2.51^{e} ±0.06
		8	24.3^{d} ±0.30	1427^{e} ±23	1.86^{g} ±0.01	2.53^{e} ±0.06
		12	23.3^{d} ±0.17	568^{f} ±15	1.13^{h} ±0.02	1.88$_{g}$ ±0.10
	کاکا Kaka	Control	28.9^{b} ±0.25	5682^{b} ±57	3.55^{a} ±0.01	4.10^{a} ±0.03
		4	28.0^{b} ±0.75	1284^{e} ±18	2.90^{c} ±0.01	3.93^{a} ±0.06
		8	26.6^{c} ±0.48	864^{f} ±12	2.53^{d} ±0.01	3.73^{b} ±0.01
		12	23.2^{d} ±0.31	440^{f} ±18	2.33^{e} ±0.02	3.81^{b} ±0.01
	پیروز Pirooz	Control	26.2^{c} ±0.70	7432^{a} ±118	3.52^{a} ±0.04	2.82^{d} ±0.01
		4	26.4^{c} ±0.38	1659^{e} ±26	2.90^{c} ±0.01	2.83^{d} ±0.01
		8	25.7^{c} ±0.30	1398^{e} ±34	2.13^{c} ±0.02	3.38^{c} ±0.01
		12	24.3^{d} ±0.17	787^{f} ±23	1.28^{g} ±0.01	2.48^{e} ±0.01

* میانگین‌های با حروف مشابه در هر ستون براساس آزمون حداقل اختلاف معنی‌دار (LSD) تفاوت معنی‌داری در سطح احتمال پنج درصد ندارند.
±: خطای استاندرد

* Means in each column followed by the same letters are not significantly different at 5% probability level using LSD test.
±: Standard Error

بیشترین میزان ماده خشک ذخیره شده در ساقه قبل از گرده‌افشانی و انتقال آن به بذر در رقم آزاد در سال دوم در شرایط بدون ماندابی ۰/۷۹ گرم در بوته و یا ۳۶/۲ درصد بود. کمترین مقدار نیز در رقم‌های کاکا و ILC482 در تیمارهای ماندابی ۸ و ۱۲ روزه به‌دست آمد. ذخیره کربوهیدرات با افزایش مدت ماندابی قبل از دوره گرده‌افشانی کاهش یافت و تفاوت معنی‌داری بین ۸ و ۱۲ روز در ارقام نخود در دو سال مشاهده نشد (جدول ۵). به‌طور کلی، مقدار کل ذخیره کربوهیدرات در رقم کاکا کمترین و رقم آزاد بیشترین مقدار در دو سال بود.

جدول ۵- مقایسه میانگین ارتفاع بوته، طول کل ریشه و انتقال مجدد در ارقام نخود در دوره‌های مختلف ماندابی در زمان رسیدن

Table 5- Means comparison of plant height, total root length and remobilization of chickpea cultivars under different duration of waterlogging at maturity stage

سال Year	رقم نخود Chickpea cultivar	مدت ماندابی (روز) waterlogging duration (day)	مرحله رسیدگی فیزیولوژیکی Physiological maturity stage			کارایی انتقال مجدد (درصد) Remobilization efficiency (%)
			ارتفاع بوته (سانتی‌متر) Plant height (cm)	طول کل ریشه (سانتی‌متر) Total root length (cm)	سهم انتقال مجدد (گرم در بوته) Remobilization ($g.plant^{-1}$)	
۱۳۹۲ -۱۳۹۱ 2013	ای ال سی ۴۸۲ ILC482	Control	28.5^{c*} ±0.50	6601^{d} ±347	0.51^{d} ±0.005	33.9^{d} ±1.10
		4	28.4^{c} ±0.29	4128^{g} ±152	0.21^{h} ±0.008	16.4^{i} ±1.05
		8	27.9^{de} ±0.50	2253^{i} ±35	0.10^{j} ±0.020	15.5^{i} ±1.93
		12	27.7^{de} ±0.40	1796^{j} ±104	0.08^{k} ±0.020	11.1^{j} ±1.93
	آزاد Azad	Control	31.1^{b} ±0.47	4559^{f} ±56	0.62^{b} ±0.020	37.3^{b} ±0.67
		4	30.5^{b} ±0.66	3229^{h} ±53	0.77^{a} ±0.015	35.7^{c} ±0.76
		8	28.2^{c} ±0.29	1832^{j} ±62	0.18^{i} ±0.003	15.3^{i} ±2.74
		12	26.4^{e} ±0.57	1533^{j} ±22	0.13^{j} ±0.028	14.8^{i} ±1.10
	کاکا Kaka	Control	31.9^{b} ±0.16	7178^{c} ±13	0.28^{g} ±0.006	25.1^{f} ±0.40
		4	26.8^{b} ±0.33	3060^{h} ±67	0.19^{i} ±0.003	15.2^{i} ±1.14
		8	26.8^{e} ±1.23	1809^{j} ±31	0.08^{j} ±0.003	10.3^{j} ±1.61
		12	24.4^{f} ±0.07	1314^{j} ±38	0.10^{j} ±0.006	8.0^{k} ±0.70
	پیروز Pirooz	Control	28.5^{c} ±0.42	7905^{b} ±85	0.46^{e} ±0.025	31.1^{e} ±5.10
		4	24.4^{f} ±0.15	3278^{h} ±119	0.45^{e} ±0.025	26.9^{f} ±5.48
		8	23.9^{f} ±0.42	2020^{i} ±55	0.49^{d} ±0.020	21.8^{g} ±1.26
		12	22.5^{fg} ±0.10	1284^{j} ±20	0.40^{f} ±0.003	18.0^{h} ±4.85
۱۳۹۳ -۱۳۹۲ 2014	ای ال سی ۴۸۲ ILC482	Control	30.8^{b} ±0.28	7944^{b} ±81	0.57^{c} ±0.018	40.9^{a} ±0.26
		4	28.6^{c} ±0.16	6098^{e} ±47	0.18^{i} ±0.015	14.1^{i} ±0.76
		8	28.4^{c} ±0.30	3771^{h} ±32	0.12^{j} ±0.003	16.9^{i} ±0.29
		12	28.1^{c} ±0.57	2399^{i} ±22	0.06^{k} ±0.003	13.2^{j} ±0.22
	آزاد Azad	Control	30.7^{b} ±0.43	4234^{f} ±46	0.79^{a} ±0.006	36.3^{b} ±2.17
		4	29.7^{cd} ±0.35	2730^{i} ±36	0.33^{g} ±0.001	26.2^{f} ±5.48
		8	27.4^{de} ±0.23	1453^{j} ±14	0.23^{h} ±0.005	24.1^{f} ±5.49
		12	25.9^{e} ±0.14	938^{k} ±7.0	0.19^{i} ±0.006	24.0^{f} ±1.82
	کاکا Kaka	Control	33.8^{a} ±0.20	6121^{e} ±42	0.30^{g} ±0.006	21.3^{g} ±0.35
		4	31.1^{b} ±0.92	2790^{i} ±29	0.24^{h} ±0.012	18.5^{h} ±1.00
		8	31.8^{b} ±0.45	2039^{i} ±12	0.10^{j} ±0.008	10.4^{j} ±0.88
		12	25.5^{e} ±0.55	1039^{j} ±26	0.12^{j} ±0.001	10.4^{j} ±0.35
	پیروز Pirooz	Control	30.3^{b} ±0.35	8195^{a} ±122	0.49^{d} ±0.005	30.1^{e} ±0.39
		4	28.5^{d} ±0.50	4552^{f} ±37	0.32^{g} ±0.005	20.0^{g} ±1.50
		8	27.5^{de} ±0.15	1978^{j} ±32	0.32^{g} ±0.023	17.2^{h} ±3.50
		12	27.5^{de} ±0.26	1189^{j} ±21	0.23^{h} ±0.020	15.2^{i} ±3.08

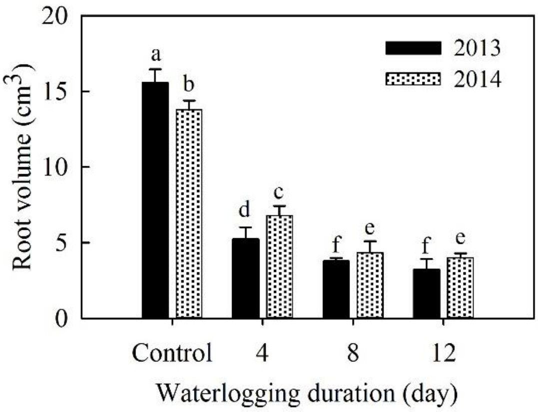
* میانگین‌های با حروف مشابه در هر ستون براساس آزمون حداقل اختلاف معنی‌دار (LSD) تفاوت معنی‌داری در سطح احتمال پنج درصد ندارند.

±: خطای استاندرد

* Means in each column followed by the same letters are not significantly different at 5% probability level using LSD test.

±: Standard Error

در مرحلـه غلاف‌دهـی، حجـم ریشـه بـین دو سـال در دوره‌های مختلف ماندابی تفاوت معنی‌داری داشت. حجم ریشـه در شاهد در سال اول و دوم معنی‌دار نبود، امّا در سایر تیمارهـا، ۴، ۸ و ۱۲ روز در سال اول کمتر و در سال دوم مقدار بیشتری وجود داشت (شکل ۲). حجم ریشه در سال اول و دوم در تیمار ۸ و ۱۲ روز در کمترین مقدار بود و بین آنها تفاوت معنـی‌داری وجود نداشت. حجم ریشـه در سـال اول و در مـدت‌های ۴، ۸ و ۱۲ روز نسبت به شاهد بـه‌ترتیب ۶۶/۴، ۷۵/۴ و ۷۹/۳ درصـد و در سال دوم ۵۱/۴، ۶۸/۸ و ۷۱/۰ درصد بود.



شکل ۲- اثر مدت‌های ماندابی بر حجم ریشه در زمان غلاف‌دهی در دو سال

Fig. 2- The effect of waterlogging on root volume at pod setting in two years

طول ریشه در مرحلـه غلاف‌دهـی کمـی کمتـر از مرحلـه رسیدن بود. بین ارقام از نظر طـول ریشــه در ایـن دو مرحلـه و بـین مـدت زمـان مانـدابی تفـاوت معنـی‌داری وجـود داشـت. بیشــترین طـول ریشــه در رقــم پیـروز و در شـاهد در مرحلـه غلاف‌دهـی و رسـیدن بـه‌ترتیب ۳۶/۵ و ۳۶/۴ سـانتی‌متر بـود. بیشترین خسارت در رقـم ILC482 (۵۵/۲ درصـد) در شـرایط ماندابی دیده شد. برعکس، کاکا متحمل کمترین خسـارت (۲۰ درصد) شد (جدول ۶).

وزن خشک ریشه در دو مرحله غلاف‌دهی و رسیدن تحت تـأثیر رقـم و مـدت مانـدابی قـرار گرفـت. رقـم ILC482 دارای بیشترین وزن خشک ریشه در هـر دو مرحلـه نسـبت بـه سـایر ارقام بود و با افزایش مدت مانـدابی وزن خشـک ریشـه کـاهش یافت. ماده خشک ریشه در رقم آزاد و بدون ماندابی در مقایسـه با سایر ارقام کمتر بود (جدول ۶).

تفـاوت معنـی‌داری از نظـر تعـداد گره‌هـای تثبیت‌کننـده نیتروژن در ریشه بـین ارقـام و در سـطوح مانـدابی در مراحـل غلاف‌دهی و رسیدن وجود داشت (جـدول ۶). تعـداد گره‌هـا در مرحله غلاف‌دهی در همه ارقام و در تمام سطوح ماندابی بیشتر از مرحله رسیدن بود. کـاهش تعـداد گره‌هـا بـا افـزایش مـدت ماندابی در مرحله غلاف‌دهی کمتر از زمان رسیدن بـود. تعـداد گره‌ها در این آزمایش بـین ۱۹ تـا ۵۷ در مرحلـه غلاف‌دهـی و بین ۵/۲ تا ۴۲/۲ گره در مراحل رسیدن متغیر بود. تعداد گره‌ها در ارقـام ILC482، پیـروز، کاکـا و آزاد در شـاهد ۵۷/۹، ۵۱/۵، ۴۷/۵ و ۳۵/۷ و در مانـــدابی ۱۲ روزه بـــه‌ترتیب ۳۳/۸، ۳۹/۶، ۳۶/۱ و ۱۹/۶ بود (جدول ۶).

حجم ریشه نیز تحت تأثیر مدت ماندابی و رقم در مرحلـه رسیدگی قرار گرفت. حجم ریشه با ماندآب طولانی‌مدت بـه‌طور قابل توجهی کـاهش یافـت (جـدول ۶). حجـم ریشــه در رقـم ILC482(۱۸ سانتی‌مترمکعب) و آزاد (۱۰/۸ سـانتی‌مترمکعب) و بین شاهد تا چهار روز تفاوت معنـی‌داری وجـود نداشـت، امّـا بین پیروز (۶۷ درصد) و کاکـا (۵۳ درصـد) تفـاوت معنـی‌داری وجود داشت. در ماندابی ۱۲ روزه نسبت به شاهد در ارقام نخود بین ۷۷ تا ۸۹ درصد خسارت وارد شد.

نسبت اندام هـوایی بـه ریشـه در ارقـام نخـود در سـطوح ماندابی متفاوت بود. نسبت اندام هوایی به ریشــه بـا افـزایش در مدت ماندابی افزایش یافت، امّا این افزایش در رقم‌هـای کاکـا و پیروز بیشتر از ILC482 بود (جـدول ۶). از آنجـایی کـه اولـین اندامی که در معرض ماندابی قرار می‌گیرد، ریشـه اسـت؛ بـراین اساس، ریشه‌ها بیشترین آسیب را از کمبود اکسیژن می‌بیننـد، در نتیجه عملکرد حیاتی ریشه‌ها مختل می‌شود. در این شرایط، ارقـام مقـاوم بـرای جبـران آن، ریشـه‌های نابجـا را جـایگزین ریشه‌های اصـلی می‌کننـد (Sauter et al., 2013). در آزمـایش حاضر، طول کل ریشه ارقام نخود در شـرایط مانـدابی به‌شـدت آسیب دید. در مرحله غلاف‌دهی، ارقام نخود در ۱۲ روز ماندابی به‌مقدار ۸۱/۵ تا ۹۲/۲ درصد نسبت به شـاهد خسـارت دیدنـد. طول کل ریشه پـس از مراحـل غلاف‌دهـی و رسـیدن افـزایش یافت. تیمار بدون ماندابی از ۲/۱ درصد (رقـم پیـروز) بـه ۲۳/۵ درصـد (ILC482) و در تیمـار ۱۲ روز بـین ۴۸/۹ تـا ۱۷۳/۱ درصد (پیروز) افزایش یافت. در مرحله رسیدن و تیمار ۱۲ روزه ماندابی افزایش ریشه،معنی‌دار بود، ولی به‌طور کلی، نسـبت بـه شاهد بسیار کمتر بود. تغییرات وزن خشـک ریشـه همبسـتگی بالایی با طـول کـل ریشـه داشـت. در مرحلـه غلاف‌دهـی، وزن خشک ریشه ۵۴ درصد (در رقم کاکـا) کـاهش یافـت و بـه ۸۰ درصد (در رقـم کاکـا) رسـید و بیشـترین خسـارت در مرحلـه رسیدن مشاهده شد. افزایش طول مدت مانـداب باعـث کـاهش حجم ریشه گردید (شکل ۲).

تعداد گره‌های تثبیت‌کننده نیتروژن روی ریشه نیز با طولانی شدن مدت ماندابی کاهش یافتند و تعداد آن‌ها در مرحله رسیدن به‌شدت کاهش داشت. حداکثر کاهش در ۱۲ روز ماندابی در مرحله غلاف‌دهی ۴۶/۷ درصد و در مرحله رسیدن ۸۲/۳ درصد نسبت به شاهد بود (جدول ۵). در شرایط ماندابی علاوه‌بر رشد ریشه، تعداد گره‌ها نیز کاهش داشت.

در شرایط ماندابی، کمبود و یا نبود اکسیژن در ناحیه ریشه با کاهش تولید انرژی باعث کاهش جذب و انتقال آب و مواد محلول در ریشه شده است. این اثرات باعث کاهش هدایت روزنه‌ای در برگ‌ها، محتوای کلروفیل و فتوسنتز شده و در نهایت، رشد ریشه و اندام هوایی را کاهش داده است (Zhu et al., 2016). واریته‌های مختلف نیز عکس‌العمل‌های متفاوت داشته است ولی در کل، آسیب به شاخساره‌ها بسیار کمتر از ریشه بوده است (DI Bella et al., 2015). در آزمایشی روی ارقام ماش، پس از ۳۰ روز سبز شدن در مدت ماندابی سه، شش و نه روزه، رشد ریشه‌ها به‌ترتیب ۲۰، ۳۴ و ۵۲ درصد نسبت به شاهد، خسارت دیده‌اند (Kumar et al., 2013) که اثرات تنش ماندابی بر رشد ریشه در خانواده حبوبات را نشان می‌دهند.

بین رقم‌ها و سطوح مختلف ماندابی، از نظر شاخص پایداری غشاء، محتوای آب نسبی برگ، کلروفیل a، کلروفیل b و کاروتنوئیدها تفاوت معنی‌داری وجود داشت. در رقم‌های ILC482 و آزاد، شاخص پایداری غشاء با طولانی شدن مدت ماندابی به‌طور قابل توجهی کاهش یافتند، امّا تفاوت معنی‌داری بین شاهد و سطوح ماندابی در رقم‌های کاکا و پیروز مشاهده نشد (شکل ۳).

جدول ۶- مقایسه میانگین طول ریشه اصلی، وزن خشک ریشه و تعداد گره (در مرحله غلاف رفتن) و طول ریشه، وزن خشک ریشه، حجم ریشه و تعداد گره (در مرحله رسیدن) تحت تأثیر مدت‌های ماندابی بر ارقام نخود

Table 6- Means comparison of main root length, root dry weight and of nodule numbers (at the pod setting) and root length, root dry weight, root volume and nodule numbers (at the maturity stage) affected by durations of waterlogging on chickpea cultivars

ارقام نخود Chickpea cultivars	مدت ماندابی (روز) Waterlogging duration (day)	مرحله غلاف‌دهی Pod setting stage			مرحله رسیدگی فیزیولوژیکی Physiological maturity stage			
		طول ریشه اصلی (سانتی‌متر) Main root length (cm)	وزن خشک ریشه (گرم در بوته) Root dry weight (g.plant^{-1})	تعداد گره‌های تثبیت‌کننده Nodule numbers	طول ریشه اصلی (سانتی‌متر) Main root length (cm)	وزن خشک ریشه (گرم در بوته) Root dry weight (g.plant^{-1})	حجم ریشه (سانتی‌مترمکعب) Root volume (cm^3)	تعداد گره‌های تثبیت‌کننده Nodule numbers
ای ال سی ۴۸۲ ILC482	Control	28.64^{bc*}±1.21	1.40^{a}±0.04	57.9^{a}±0.08	29.74^{c}±0.62	1.83^{a}±0.005	12.2^{a}±0.17	42.2^{a}±0.2
	4	23.54^{d}±0.33	1.21^{b}±0.03	52.4^{b}±0.65	26.43^{d}±0.33	1.29^{b}±0.06	10.0^{c}±0.10	38.4^{b}±0.2
	8	18.90^{d}±0.36	1.11^{b}±0.02	39.5^{e}±0.17	20.78^{e}±0.51	0.79^{d}±0.04	5.2^{e}±0.10	26.3^{c}±0.32
	12	12.81^{e}±0.32	0.90^{c}±0.04	33.8^{g}±0.54	14.67^{h}±0.26	0.71^{d}±0.01	2.2^{f}±0.20	16.8^{g}±0.18
آزاد Azad	Control	31.73^{b}±0.27	1.00^{a}±0.04	35.7^{g}±0.16	33.62^{b}±0.78	0.90^{c}±0.05	10.1^{c}±0.12	28.4^{d}±0.52
	4	27.68^{c}±0.27	0.89^{c}±0.04	30.2^{h}±0.08	28.26^{c}±3.13	0.80^{d}±0.11	9.0^{d}±0.50	24.8^{e}±0.50
	8	22.12^{d}±2.13	0.75^{d}±0.04	25.6^{i}±0.50	22.04^{e}±2.42	0.69^{d}±0.03	5.4^{e}±0.20	17.0^{g}±0.32
	12	19.66^{e}±0.04	0.68^{d}±0.06	19.0^{j}±0.54	21.33^{f}±1.00	0.49^{ef}±0.04	2.3^{f}±0.26	12.8^{i}±0.17
کاکا Kaka	Control	23.65^{d}±3.63	1.17^{b}±0.04	47.5^{c}±1.16	35.48^{a}±0.45	1.25^{b}±0.03	11.2^{b}±0.11	27.7^{c}±0.06
	4	24.73^{d}±2.15	0.69^{d}±0.04	43.1^{d}±0.52	33.99^{b}±1.03	0.59^{e}±0.04	5.2^{e}±0.50	25.7^{cd}±0.05
	8	18.24^{e}±0.40	0.53^{e}±0.03	38.0^{f}±0.29	20.62^{f}±0.40	0.44^{ef}±0.01	2.5^{f}±0.40	14.3^{h}±0.92
	12	17.74^{e}±0.76	0.60^{f}±0.03	36.1^{f}±0.57	22.20^{e}±0.62	0.25^{g}±0.02	1.2^{h}±0.20	9.7^{j}±0.25
پیروز Pirooz	Control	36.59^{a}±1.00	1.17^{b}±0.04	51.5^{b}±0.25	36.43^{a}±1.35	1.21^{b}±0.03	10.3^{c}±0.20	30.0^{c}±0.08
	4	21.96^{d}±0.13	0.99^{c}±0.03	44.9^{d}±0.62	25.06^{d}±0.05	0.91^{c}±0.03	3.3^{f}±0.19	22.0^{f}±0.44
	8	18.89^{e}±0.48	0.63^{d}±0.01	41.0^{e}±0.17	21.30^{f}±0.24	0.41^{ef}±0.01	2.2^{g}±0.45	13.8^{h}±0.82
	12	17.66^{e}±0.48	0.53^{e}±0.01	39.6^{e}±0.08	19.69^{g}±0.76	0.25^{g}±0.05	1.2^{h}±0.30	5.29^{k}±0.35

* میانگین‌های با حروف مشابه در هر ستون براساس آزمون حداقل اختلاف معنی‌دار (LSD) تفاوت معنی‌داری در سطح احتمال پنج درصد ندارند.

±: خطای استاندرد

* Means in each column followed by the same letters are not significantly different at 5% probability level using LSD test.

±: Standard Error

محتوای آب نسبی برگ نیز در رقم‌های ILC482، آزاد و پیروز با طولانی شدن مدت ماندابی کاهش یافت و میزان کاهش متفاوت بود، امّا هیچ تغییری در رقم کاکا بین تیمارهای شاهد و ماندابی مشاهده نگردید (شکل b۳). پاسخ گونه‌های نخود به ماندابی طولانی‌مدت با محتوای آب نسبی برگ‌ها متفاوت بود و به‌طور کلی، کمتر از تیمار بدون ماندابی بود. نتایج این آزمایش با نتایج اثر تیمار ماندابی بر محتوای آب نسبی بر ارقام ماش مطابق بود (Kumar et al., 2013). اثر تنش‌های توأم ماندآب و خشکی بر محتوای آب نسبی برگ‌های چهار رقم سویا بررسی شده است. محتوای آب نسبی برگ در شرایط بدون تنش خشکی حدود ۸۰ درصد، تنش خشکی حدود ۵۰-۶۰ درصد و در شرایط ماندابی حدود ۷۰ درصد به‌دست آمده است (Mutava et al., 2015) که با آزمایش حاضر هم‌خوانی دارد.

محتوای پروتئین دانه در ارقام نخود و در سطوح ماندابی بین ۲۰/۱ تا ۲۳/۹ درصد بود. در رقم‌های نخود تغییر معنی‌داری در میزان پروتئین دانه بین چهار روز و شاهد مشاهده نشد، امّا در ILC482، آزاد و کاکا در روزهای ۸ و ۱۲ کاهش یافتند، امّا در رقم پیروز تغییری مشاهده نگردید (شکل ۳).

کربوهیدرات‌های ذخیره شده در ساقه در عملکرد دانه قبل از شروع پر شدن دانه مؤثر است. مقدار ذخیره به شرایط محیطی و میزان فتوسنتز در طول رشد رویشی و نوع رقم بستگی دارد. در این آزمایش، با افزایش مدت زمان ماندابی، میزان انتقال مواد از ساقه به دانه و سهم آن در پر شدن دانه به‌طور قابل توجهی کاهش یافت و در ارقام مختلف متغیر بود.

تنش ماندابی شرایط پیچیده‌ای را برای گیاه فراهم می‌کند. از یک طرف، به‌دلیل کاهش شدید تولید انرژی ناشی از تنفس بی‌هوازی، هدایت هیدرولیکی ریشه دچار مشکل شده و انتقال آب و مواد غذایی محلول از طریق ریشه‌ها (با وجود آب فراوان در محیط ریشه) به حداقل می‌رسد. از طرف دیگر، با کاهش انتقال آب به اندام‌های هوایی، با افزایش تولید اسید آبسیزیک و بسته شدن روزنه‌ها، فرآیند فتوسنتز را با محدودیت مواجه می‌کند (Bansal et al., 2015). همچنین، در شرایط ماندابی و دمای بالا، با تجمع هیدرات کربن محلول در برگ‌ها، انتقال مواد نشاسته‌ای به دانه و یا ساقه صورت نمی‌گیرد (Mutava et al., 2015; Jurczyk et al., 2016).

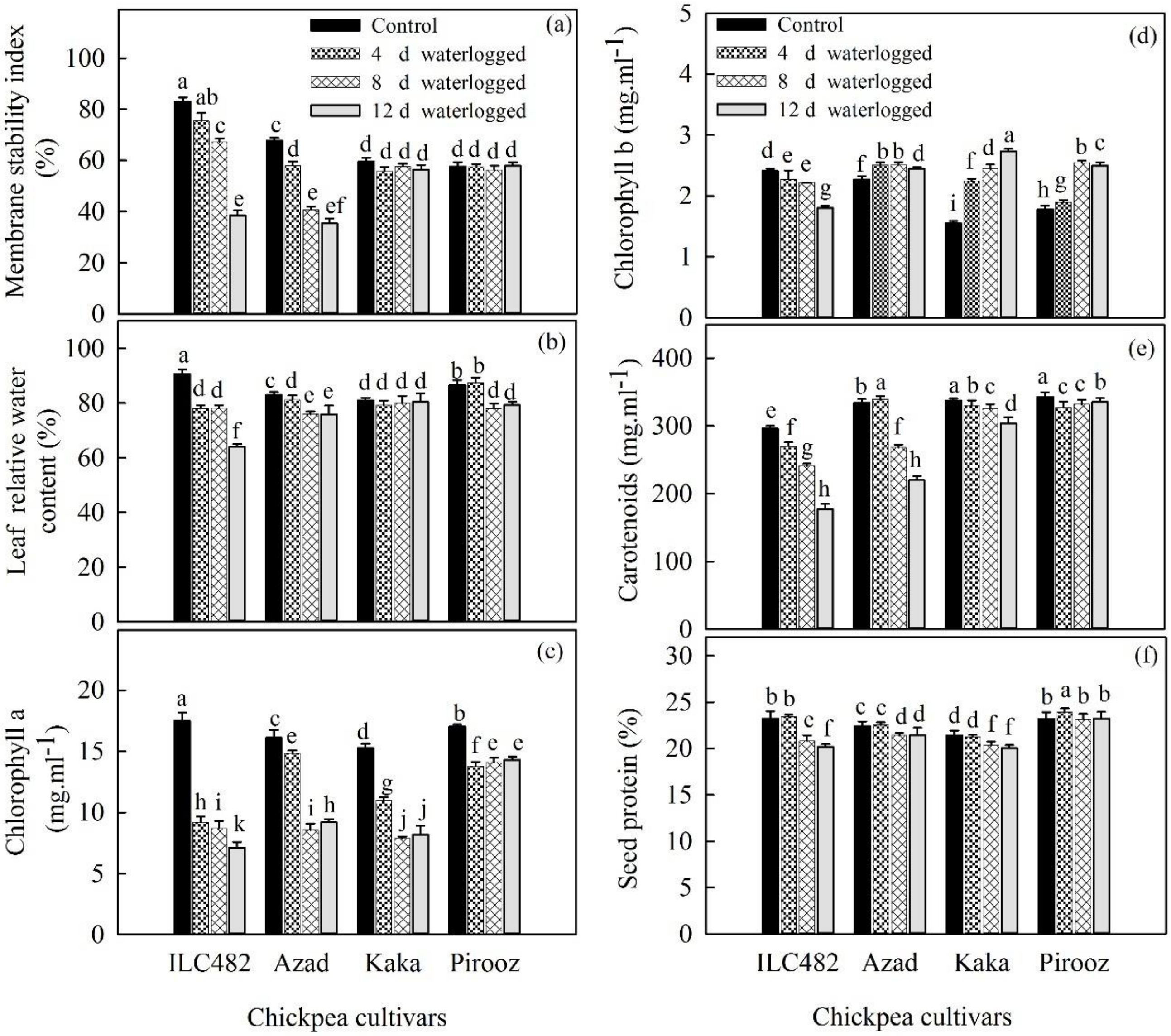
در تمامی تیمارها، شاهد (بدون ماندابی) بیشترین کلروفیل a را داشت و در سایر تیمارها میزان کلروفیل a کاهش داشت. امّا، در رقم پیروز هیچ کاهشی در تیمار ۴، ۸ و ۱۲ روزه مشاهده نشد (شکل c۳). کلروفیل b واکنش متفاوتی به سطوح ماندابی و رقم داشت. کلروفیل b در ILC482 در شاهد بیشترین مقدار را داشت، درحالی‌که، در تیمار آزاد، کاکا و پیروز، کلروفیل b با افزایش مدت زمان ماندابی افزایش یافت (شکل d۳). کاروتنوئیدها در رقم‌های ILC482 و آزاد با افزایش طول مدت ماندابی به‌طور قابل توجهی کاهش یافت، امّا در رقم‌های کاکا و پیروز معنی‌دار نبود. در کل، کاروتنوئیدها در نوع دسی، نوسان کمتری داشتند (شکل e۳).

ماندابی باعث کاهش کلروفیل a و b در گیاه پنبه (Kuai et al., 2014)، کلروفیل و کاروتنوئیدها در عدس (Wiraguna et al., 2017)، پیاز (Yiu et al., 2008)، گندم (Wu et al., 2015; Li et al., 2011)، لوبیا (Pociecha, 2013) و کنجد (Anee et al., 2019) شده است. همچنین بررسی اثر ماندابی بر روی ۲۰ رقم جو نشان داده است که در ارقام متحمل حدود ۴۰ درصد و در ارقام حساس حدود ۶۵ درصد میزان کلروفیل کاهش داشته است (Huang et al., 2015).

در شرایط ماندابی، به‌دلیل کاهش شدید انرژی (ATP) در سلول‌های ریشه، مقدار جذب نیتروژن کاهش می‌یابد که به‌دنبال آن میزان رنگیزه‌های فتوسنتزی و نیتروژن اندام هوایی و دانه کاهش می‌یابد. همچنین، نیتروژن دچار آبشویی شده و از محیط ریشه خارج می‌گردد. در آزمایش حاضر نیز مقادیر رنگدانه‌ها کاهش داشت. در آزمایشی، اثر ماندابی روی سویا باعث کاهش سنتز و تجمع پروتئین شده است (Oh & Komatsu, 2015) و در آزمایش دیگری روی همین محصول سویا، میزان پروتئین تغییری نداشته است (Sullivan et al., 2001). در بررسی اثر ماندابی بر آفتابگردان (*Helianthus annuus* L.) در مرحله رویشی تا ۱۲ روز کاهش کلروفیل a، b و کل حتی پس از سه روز ماندابی دیده شده است (Dalai & Sardar, 2021). در بررسی اثر ماندابی در مراحل مختلف رشد دو رقم لوبیا چشم بلبلی نشان داده است که بیشترین تأثیر ماندابی در مرحله رشد زایشی بوده است و سطح برگ و محتوای کلروفیل به‌ترتیب ۶۵ و ۳۹ درصد نسبت به شاهد کاهش داشته است (Olorunwa et al., 2023). همچنین، اثر ماندابی بر ۱۰۰ ژنوتیپ پیاز (*Allium cepa* L.) مورد بررسی قرار گرفته است. نتایج نشان داده است که تعداد ژنوتیپ‌های متحمل، متوسط و حساس به ماندابی به‌ترتیب ۱۹، ۲۷ و ۵۴ بوده‌اند و ژنوتیپ‌های مقاوم ارتفاع بوته، تعداد برگ، سطح برگ، طول برگ، محتوای کلروفیل، شاخص پایداری غشاء و محتوای آنتی‌اکسیدان بیشتری داشته‌اند (Gedam et al., 2022). این نتایج نشان می‌دهند که طیف وسیعی از ارقام و ژنوتیپ‌های محصولات از مقاوم تا حساس به ماندابی وجود دارند.

نتیجه‌گیری

به‌طور کلی، نتایج این آزمایش نشان داد که عملکرد دانـه ارقـام نخود عکس‌العمل متفاوتی به دوره‌هایماندابی داشتند. عملکرد دانه ارقام ILC482 ، آزاد، کاکا و پیروز در تیمار ۱۲ روز ماندابی به‌ترتیب بـه‌میزان ۴۵، ۶۶، ۲۵ و ۵۵ درصـد نسـبت بـه شـاهد کاهش داشتند. کاهش عملکرد تحـت تـأثیر عوامـل پیچیـده از جمله خصوصـیات ژنتیکـی ارقـام و مجموعـه‌ای از خصوصـیات فیزیولوژیکی، مورفولوژیکی و بیوشیمیایی است و لذا، نمی‌تـوان به یک یا دو عامل ارتباط داد؛ ولی آنچه مسلم بود این است که تـنش مانـدابی در مرحلـه رویشـی، حتـی به‌مـدت چهـار روز، عملکرد دانه، ماده خشک کـل، تعـداد دانـه در بوتـه، وزن ۱۰۰ دانه، خصوصیات ریشه شـامل طـول کـل ریشـه و وزن خشـک ریشه، سایر خصوصیات مثل محتوای کلروفیل و کاروتنوئیـدها، شـاخص پایـداری غشـاء، محتـوای آب نسـبی بـرگ و میـزان پروتئین دانه ارقام نخود را کاهش داد. بـا ایـن حـال، تحقیقـات بیشتری برای بررسی واکنش گونه‌های مختلف نخود به شـرایط ماندابی کوتاه‌مدت و بلندمدت مورد نیاز است.



شکل ۳- مقایسه میانگین صفات پایداری غشاء (a)، محتوای آب نسبی برگ (b) ، کلروفیل a (c)، کلروفیل b (d) و کاروتنوئیدها در مرحله غلاف‌دهی (e) و پروتئین دانه (f) در مدت‌های ماندابی بر ارقام نخود

Fig. 3- Means comparison of the membrane stability (a), the leaf relative water content of leaves (b), chlorophyll a (c), chlorophyll b (d) and carotenoids (e) in pod setting and seed protein (f) traits under the effect of waterlogging stress on chickpea cultivars

References

Adegoye, G. A., Olorunwa, O. J., Alsajri, F. A., Walne, C. H., Wijewandana, C., Kethireddy, S. R., ... & Reddy, K. R. (2023). Waterlogging effects on soybean physiology and hyperspectral reflectance during the reproductive stage. *Agriculture*, *13*(4), 844. https://doi.org/10.3390/agriculture13040844

Anee, T. I., Nahar, K., Rahman, A., Mahmud, J. A., Bhuiyan, T. F., Alam, M. U., Fujita, M., & Hasanuzzaman, M. (2019). Oxidative damage and antioxidant defense in *Sesamum indicum* after different waterlogging durations. *Plants*, *8*, 196. https://doi.org/10.3390/plants8070196

AOAC. (1990). Association of official analytical chemists. 15th Ed., Method No: 988.05, p. 70.

Arndt, S. K., Irawan, A., & Sanders, G. J. (2015). Apoplastic water fraction and rehydration techniques introduce significant errors in measurements of relative water content and osmotic potential in plant leaves. *Physiologia Plantarum*, *155*, 355-368. https://doi.10.1111/ppl.12380

Ashraf, M. A. (2012). Waterlogging stress in plants: A review. *African Journal of Agricultural Research, 7*(13), 1976-1981. https://doi.10.5897/AJARX11.084

Bailey-Serres, J., & Colmer, T. D. (2014). Plant tolerance of flooding stress–recent advances. *Plant, Cell and Environment*, *37*, 2211-2215. https://doi.10.1111/pce.12420

Bansal, R., & Srivastava, J. (2015). Effect of waterlogging on photosynthetic and biochemical parameters in pigeon pea. *Russian Journal of Plant Physiology 62*, 322-327. https://doi.10.1134/S1021443715030036

Barrs, H., & Weatherley, P. (1962). A re-examination of the relative turgidity technique for estimating water deficits in leaves. *Australian Journal of Biological Sciences, 15,* 413-428. http://dx.doi.org/10.1071/BI9620413

Chugh, V., Kaur, N., Gupta, A. K., & Rai, A. (2022). The seed biochemical signature as a potent marker for waterlogging tolerance in maize. *Plant Stress, 4,* 100085. https://doi.org/10.1016/j.stress.2022.100085

Dalai, D., & Sardar, S. S. (2021). Tolerance response of sunflower (*Helianthus annuus* L.) cultivar NSSH-1084 to waterlogging stress. *International Journal of Current Microbiology and Applied Sciences, 10,* 219-233. https://doi.org/10.20546/ijcmas.2021.1008.026

Daniel, K., & Hartman, S. (2023). How plant roots respond to waterlogging. *Journal of Experimental Botany Erad*, *332*. https://doi.org/10.1093/jxb/erad332

Di Bella, C. E., Grimoldi, A. A., Lopardo, M. S. R., Escaray, F. J., Ploschuk, E. L., & Striker, G. G. (2016). Differential growth of *Spartina densiflora* populations under saline flooding is related to adventitious root formation and innate root ion regulation. *Functional Plant Biology, 43,* 52-61. http://dx.doi.org/10.1071/fp15149

Enkhbat, G., Ryan, M. H., Nichols, P. G., Foster, K. J., Inukai, Y., & Erskine, W. (2022). Petiole length reduction is an indicator of waterlogging stress for *Trifolium subterraneum* ssp. yanninicum. *Plant and Soil*, *475*, 645-667. https://doi.org/10.1007/s11104-022-05404-6

Gedam, P. A., Shirsat, D. V., Arunachalam, T., Ghosh, S., Gawande, S. J., Mahajan, V., Gupta, A. J. & Singh, M. (2022). Screening of onion (*Allium cepa* L.) genotypes for waterlogging tolerance. *Frontiers in Plant Science, 12*, 727262. https://doi.10.3389/fpls.2021.727262

Ghobadi, M. E., Ghobadi, M., & Zebarjadi, A. (2017). Effect of waterlogging at different growth stages on some morphological traits of wheat varieties. *International Journal of Biometeorology*, *61*, 635-645. https://doi.org/10.1007/s00484-016-1240-x

Habibullah, M., Sarkar, S., Islam, M. M., Ahmed, K. U., Rahman, M. Z., Awad, M. F., ElSayed, A. I., Mansour, E., & Hossain, M. S. (2021). Assessing the response of diverse sesame genotypes to waterlogging durations at different plant growth stages. *Plants, 10,* 2294. https://doi.org/10.3390/plants10112294

Hasani, S., Galeshi, S., Zeinali, E., Torabi, B., & Khadempir, M. (2019). Evaluation of tolerance and resistance to flooding stress in different soybean varieties. *Environmental Stresses in Crop Sciences, 12,* 1323-1313. https://doi.org/10.22077/escs.2019.1651.1369

Huang, X., Shabala, S., Shabala, L., Rengel, Z., Wu, X., Zhang, G., & Zhou, M. (2015). Linking waterlogging tolerance with Mn^{2+} toxicity: A case study for barley. *Plant Biology, 17,* 26-33. https://doi.10.1111/plb.12188

Jurczyk, B., Pociecha, E., Kościelniak, J., & Rapacz, M. (2016). Different photosynthetic acclimation mechanisms are activated under waterlogging in two contrasting *Lolium perenne* genotypes. *Functional Plant Biology*, *43*, 931-938. http://dx.doi.org/10.1071/fp15339

Kaur, G., Singh, G., Motavalli, P. P., Nelson, K. A., Orlowski, J. M., & Golden, B. R. (2020). Impacts and management strategies for crop production in waterlogged or flooded soils: A review. *Agronomy Journal*, *112*, 1475-1501. https://doi.org/10.1002/agj2.20093

Krishnamurthy, L., Upadhyaya, H., Saxena, K., & Vadez, V. (2012). Variation for temporary waterlogging response within the mini core pigeonpea germplasm. *The Journal of Agricultural Science, 150,* 357-364. https://doi.org/10.1017/S0021859611000682

Kuai, J., Liu, Z., Wang, Y., Meng, Y., Chen, B., Zhao, W., Zhou, Z., & Oosterhuis, D. M. (2014). Waterlogging during flowering and boll forming stages affects sucrose metabolism in the leaves subtending the cotton boll and its relationship with boll weight. *Plant Science, 223,* 79-98. http://dx.doi.org/10.1016/j.plantsci.2014.03.010

Kumar, P., Pal, M., Joshi, R., & Sairam, R. (2013). Yield, growth and physiological responses of mung bean [*Vigna radiata* (L.) Wilczek] genotypes to waterlogging at vegetative stage. *Physiology and Molecular Biology of Plants, 19,* 209-220. https://doi.10.1007/s12298-012-0153-3

Kyu, K. L., Malik, A. I., Colmer, T. D., Siddique, K. H., & Erskine, W. (2021). Response of mungbean (cvs. Celera II-AU and Jade-AU) and blackgram (cv. Onyx-AU) to transient waterlogging. *Frontiers in Plant Science, 12,* 709102. https://doi.org/10.3389/fpls.2021.709102

Li, C., Jiang, D., Wollenweber, B., Li, Y., Dai, T., & Cao, W. (2011). Waterlogging pretreatment during vegetative growth improves tolerance to waterlogging after anthesis in wheat. *Plant Science, 180,* 672-678. http://dx.doi.org/10.1016/j. plantsci.2011.01.009

Liu, R., Yang, C., Zhang, G., Zhang, L., Yang, F., & Guo, W. (2015). Root recovery development and activity of cotton plants after waterlogging. *Agronomy Journal, 107,* 2038-2046. https://doi.10.2134/agronj14.0567

Loreti, E., van Veen, H., & Perata, P. (2016). Plant responses to flooding stress. *Current Opinion in Plant Biology, 33,* 64-71. https://doi.org/10.1016/j.pbi.2016.06.005

Manik, S., Pengilley, G., Dean, G., Field, B., Shabala, S., & Zhou, M. (2019). Soil and crop management practices to minimize the impact of waterlogging on crop productivity. *Frontiers in Plant Science, 140.* https://doi.org/10.3389/fpls.2019.00140

Mano, Y., & Oyanagi, A. (2009). Trends of waterlogging tolerance studies in the Poaceae. *Japanese Journal of Crop Science, 78,* 441-448. https://doi.10.1626/jcs.78.441

Marti, J., Savin R., & Slafer, G. (2015). Wheat yield as affected by length of exposure to waterlogging during stem elongation. *Journal of Agronomy and Crop Science, 201,* 473-486. https://doi.10.1111/jac.12118

Mutava, R. N., Prince, S. J. K., Syed, N. H., Song, L., Valliyodan, B., Chen, W., & Nguyen, H. T. (2015). Understanding abiotic stress tolerance mechanisms in soybean: A comparative evaluation of soybean response to drought and flooding stress. *Plant Physiology and Biochemistry, 86,* 109-120. https://dx.doi.org/10.1016/j.plaphy.2014.11.010

Oh, M., & Komatsu, S. (2015). Characterization of proteins in soybean roots under flooding and drought stresses. *Journal of Proteomics, 114,* 161-181. https://doi.org/10.1016/j.jprot.2014.11.008

Olorunwa, O. J., Adhikari, B., Brazel, S., Bheemanahalli, R., Barickman, T. C., & Reddy, K. R. (2023). Waterlogging stress reduces cowpea (*Vigna unguiculata* L.) genotypes growth, seed yield, and quality at different growth stages: Implications for developing tolerant cultivars under field conditions. *Agricultural Water Management, 284,* 108336. https://doi.org/10.1016/j.agwat.2023.108336

Olorunwa, O. J., Adhikari, B., Shi, A., & Barickman, T. C. (2022). Screening of cowpea (*Vigna unguiculata* (L.) Walp.) genotypes for waterlogging tolerance using morpho-physiological traits at early growth stage. *Plant Science, 315,* 111136. https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2021.111136

Palta, J., Ganjeali, A., Turner, N., & Siddique, K. (2010). Effects of transient subsurface waterlogging on root growth, plant biomass and yield of chickpea. *Agricultural Water Management, 97,* 1469-1476. http://dx.doi.org/10. 1016/j.agwat. 2010.05.001

Papakosta, D. K., & Gagianas, A. (1991). Nitrogen and dry matter accumulation, remobilization, and losses for Mediterranean wheat during grain filling. *Agronomy Journal, 83,* 864-870. http://doi.10.2134/agronj1991.00021962008300050018x

Pociecha, E. 2013. Different physiological reactions at vegetative and generative stage of development of field bean plants exposed to flooding and undergoing recovery. *Journal of Agronomy and Crop Science, 199,* 195-199. https://doi.org/10.1111/jac.12009

Rahman, M. N., & Shozib, S. H. (2021). Seasonal variability of waterlogging in Rangpur city corporation using GIS and remote sensing techniques. *Geosfera Indonesia, 6,* 143-156. https://doi.org/10.19184/geosi.v6i2.21006

Rajendran, A., Lal, S. K., Raju, D., Mallikarjun, B. P., Ramlal, A., & Sharma, D. (2023). Waterlogging tolerance evaluation methods for soybean (*Glycine max* (L.) Merr.) at the pregermination stage. *Genetic Resources and Crop Evolution, 70,* 2451-2461. https://doi.org/10.1007/s10722-023-01573-0

Rane, J., Singh, A. K., Kumar, M., Boraiah, K. M., Meena, K. K., Pradhan, A., & Prasad, P. V. (2021). The adaptation and tolerance of major cereals and legumes to important abiotic stresses. *International Journal of Molecular Sciences*, *22*, 12970. https://doi.org/10.3390/ijms222312970

Ren, B., Zhang, J., Dong, S., Liu, P., & Zhao, B. (2016). Effects of duration of waterlogging at different growth stages on grain growth of summer maize (*Zea mays* L.) under field conditions. *Journal of Agronomy and Crop Science, 202*, 564-575. https://doi.10.1111/jac.12183

Richardson, A. D., Duigan, S. P., & Berlyn, G. P. (2002). An evaluation of noninvasive methods to estimate foliar chlorophyll content. *New Phytologist*, *153*, 185-194. https://doi.10.1046/j.0028-646X.2001.00289.x

Sairam, R. K., Rao, K. V., & Srivastava, G. (2002). Differential response of wheat genotypes to long term salinity stress in relation to oxidative stress, antioxidant activity and osmolyte concentration. *Plant Science*, *163,* 1037-1046. http://dx.doi.org/10.1016/S0168-9452(02)00278-9

Sasidharan, R., & Voesenek, L. A. (2015). Ethylene-mediated acclimations to flooding stress. *Plant Physiology*, *169*, 3-12. https://dx.doi.org/10.1104/pp.15.00387

Sauter, M. (2013). Root responses to flooding. *Current Opinion in Plant Biology, 16,* 282-286. http://dx.doi.org/ 10.1016/j.pbi.2013.03.013

Shabala, S., Shabala, L., Barcelo, J., & Poschenrieder, C. (2014). Membrane transporters mediating root signalling and adaptive responses to oxygen deprivation and soil flooding. *Plant, Cell and Environment, 37*, 2216-2233. https://doi.10.1111/pce.12339

Sharma, S., Bhatt, U., Sharma, J., Kalaji, H., Mojski, J., & Soni, V. (2022). Ultrastructure, adaptability, and alleviation mechanisms of photosynthetic apparatus in plants under waterlogging: A review. *Photosynthetica*, *60*, 430-444. https://doi.10.32615/ps.2022.033

Singh, A. (2017). Waterlogging and salinity management for sustainable irrigated agriculture. I: Overview, implication, and plant response. *Journal of Irrigation and Drainage Engineering*, *143*, 04017035. https://doi.org/10.1061/(ASCE)IR.1943-4774.0001226

Solaiman, Z., Colmer, T., Loss, S., Thomson, B., & Siddique, K. (2007). Growth responses of cool-season grain legumes to transient waterlogging. *Australian Journal of Agricultural Research*, *58*, 406-412. https://doi.org/10.1071/AR06330

Sullivan, M., VanToai, T., Fausey, N., Beuerlein, J., Parkinson, R., & Soboyejo, A. (2001). Evaluating on-farm flooding impacts on soybean. *Crop Science*, *41,* 93-100. https://doi.10.2135/cropsci2001.41193x

Tennant, D. (1975). A test of a modified line intersects method of estimating root length. *Journal of Ecology*, *63*(3), 995-1001. https://doi.10.2307/2258617

Tiryakioglu, M., Karanlik, S., & Arslan, M. (2015). Response of bread-wheat seedlings to waterlogging stress. *Turkish Journal of Agriculture and Forestry*, *39*, 807-816. https://doi.10.3906/tar-1407-124

Valliyodan, B., Ye, H., Song, L., Murphy, M., Shannon, J. G., & Nguyen, H. T. (2017). Genetic diversity and genomic strategies for improving drought and waterlogging tolerance in soybeans. *Journal of Experimental Botany*, *68*, 1835-1849. https://doi.org/10.1093/jxb/erw433

Wiraguna, E., Malik, A. I., & Erskine, W. (2017). Waterlogging tolerance in lentil (*Lens culinaris* Medik. subsp. culinaris) germplasm associated with geographic origin. *Genetic Resources and Crop Evolution, 64*(3), 579-586. https://doi.10.1007/s10722-016-0385-0

Wu, X., Tang, Y., Li, C., Wu, C., & Huang, G. (2015). Chlorophyll fluorescence and yield responses of winter wheat to waterlogging at different growth stages. *Plant Production Science, 18,* 284-294. http://dx.doi.org/10.1626/pps.18.284

Yiu, J. C., Liu, C. W., Kuo, C. T., Tseng, M. J., Lai, Y. S., & Lai, W. J. (2008). Changes in antioxidant properties and their relationship to paclobutrazol-induced flooding tolerance in Welsh onion. *Journal of the Science of Food and Agriculture*, *88*, 1222-1230. https://doi.10.1002/jsfa.3209

Zahra, N., Hafeez, M. B., Shaukat, K., Wahid, A., Hussain, S., Naseer, R., Raza, A., Iqbal, S., & Farooq, M. (2021). Hypoxia and anoxia stress: Plant responses and tolerance mechanisms. *Journal of Agronomy and Crop Science*, *207,* 249-284. https://doi.org/10.1111/jac.12471

Zhang, X., Jiang, D., Zheng, C., Dai, T., & Cao, W. (2011). Post-anthesis salt and combination of salt and waterlogging affect distributions of sugars, amino acids, Na^+ and K^+ in wheat. *Journal of Agronomy and Crop Science*, *197,* 31-39. https://doi.10.1111/j.1439-037X.2010.00438.x

Zhou, W., Chen, F., Meng, Y., Chandrasekaran, U., Luo, X., Yang, W., & Shu, K. (2020). Plant waterlogging/flooding stress responses: From seed germination to maturation. *Plant Physiology and Biochemistry*, *148,* 228-236. https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2020.01.020

Zhu, M., Li, F., & Shi, Z. (2016). Morphological and photosynthetic response of waxy corn inbred line to waterlogging. *Photosynthetica*, *54,* 636-640. https://doi.10.1007/s11099-016-0203-0